

**ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DES ASQUES
ET DES ASCOSPORES CHEZ LES ESPÈCES LICHÉNICOLES
NON LICHÉNISÉES *ABROTHALLUS BERTIANUS* de NOT.
ET *A. PARMELIARUM* (SOMMERF.) NYL.**

A. BELLEMÈRE*, M.C. MALHERBE**, H. CHACUN** et J. HAFELLNER***

RÉSUMÉ. — Les asques du genre *Abrothallus* sont typiquement fissituniqués. La pigmentation des ascospores est remarquable : les dépôts pigmentaires qui sont initiés dans la périspore et dans le septum se développent ensuite irrégulièrement et plus ou moins abondamment dans certaines couches de la paroi ascosporale. Le genre *Abrothallus* diffère des Lecanidiaceae (= Patellariaceae) par des détails structuraux des asques, les ascospores, l'ascocarpe, la forme conidienne et le mode de vie. Une éventuelle relation avec les *Arthonia* est suggérée.

SUMMARY. — The asci of *Abrothallus* are typically fissitunicate. Ascospore pigmentation is remarkable; deposits of pigment, first initiated in the perispore and the septum, then develop irregularly in different parts of the ascospore wall. By the structural details of asci, the ascospores, the ascocarp, the conidial anamorph and by its biology the genus *Abrothallus* is not a Lecanidiaceae (= Patellariaceae). Possible link with the genus *Arthonia* is suggested.

ZUSAMMENFASSUNG. — Die Asci von *Abrothallus*-Arten sind typisch fissitunicat. Die Pigmentierungsweise der Ascosporen ist bemerkenswert. Die Pigmenteinlagerungen beginnen im Perispore und im Septum und erfassen in der Folge unregelmässig gewisse Schichten der Sporenwand. Die Gattung *Abrothallus* unterscheidet sich von den Lecanidiaceae (= Patellariaceae) durch strukturelle Details im Bau der Asci, der Ascosporen, der Nebenfruchtform und der Ökologie. Eine Verwandtschaft mit *Arthonia* wird angenommen.

MOTS CLÉS : asque, déhiscence, ascospore, pigmentation, paroi, *Abrothallus*, *Arthonia*.

Le genre *Abrothallus* de Not. rassemble des Discomycètes parasymbiontes de Lichens (ZOPF, 1896; KOTTE, 1909; SCHAECHTELIN & WERNER, 1926; SANTESSON, 1960; NORDIN, 1964) sur le thalle desquels ils développent de

* Laboratoire de Mycologie-Lichénologie, École Normale Supérieure de Saint-Cloud, Grille d'Honneur, Parc de Saint-Cloud, F-92211, Saint-Cloud Cédex, France.

** Assistance technique, ENS Saint-Cloud.

*** Institut für Botanik der Karl-Franzens Universität, Holteigasse 6, A-8010 Graz, Osterreich.

petites fructifications sombres souvent hémisphériques. Il a été considéré par NANNFELDT (1932) comme Ascocolaire, mais ses asques à paroi non amyloïde (VOUAUX, 1913; von ARX & MULLER, 1975) n'ont jamais été formellement reconnus comme bituniqués. Il a été placé par REHM (1896) dans les Patellariaceae où il a été très généralement maintenu par les auteurs plus récents (VOUAUX, 1913; KEISSLER, 1930; CLEMENTS & SHEAR, 1957; LUTTRELL, 1973; von ARX & MULLER, 1975; DENNIS, 1978). ERIKSSON (1984) le considère comme un Ascomycète *incertae sedis*. Sa forme conidienne a été rattachée récemment au genre *Vouauxiomyces* (HAWKSWORTH & DYKO, 1979; HAWKSWORTH, 1981).

Le présent travail concerne deux espèces très voisines : *A. bertianus*, espèce type du genre (FARR & al., 1979), dont les hyphes sont colorées en bleu par l'iode, et *A. parmeliarum* où elles ne le sont pas (cf. CLAUZADE & ROUX, 1976).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons étudiés sont les suivants :

– *Abrothallus bertianus* de Not. : sur *Parmelia glabratula*. Salzburg, Schladminger Tauern : Lungau, Weisspriachtal N von Mauterndorf. Grauerlenbestände am Gurpitschbach, 1150 m, 8.9.1981, leg. J. Hafellner (Haf. Nr 9335).

– *Abrothallus parmeliarum* (Sommerf.) Nyl. sur *Parmelia acetabulum*, sur *Fagus sylvatica* âgés, isolés. Parc Naturel régional Normandie-Maine, environs d'Alençon, N de Champfrémont, La Chapelle-Ste-Anne, ca 200 m d'altitude, 10.7.1980, leg. J. Hafellner (Haf. Nr 8734).

Le matériel a été fixé selon des techniques classiques en microscopie électronique par transmission (cf. BELLEMÈRE, 1977 : 234) après réhydratation (environ 12 heures) des échantillons conservés en herbier. L'inclusion est faite selon SPURR (1969). Les coupes obtenues à l'aide d'un ultramicrotome Reichert OMU2 sont contrastées par la technique de THIÉRY (1967) (réaction Patag) qui révèle certains polysaccharides. Elles sont observées au moyen d'un microscope JEOL Jem7 sous tension de 80kV.

L'interprétation des différentes couches de la paroi des asques ou des ascospores est celle qui a été utilisée dans les publications antérieures (cf. BELLEMÈRE & HAFELLNER, 1982, 1983).

RÉSULTATS

A – LE MYCÉLIUM (Pl. I).

Dans une coupe du thalle de *Parmelia glabratula* les hyphes de l'*Abrothallus bertianus* se distinguent de celles du lichen hôte par la plus grande réactivité

de la couche externe de leur paroi au test de Thiéry ainsi que par l'aspect pelucheux de la surface des hyphes. Les filaments de l'*A. bertianus* viennent au contact direct des gonidies, de la même façon que celles du *Parmelia*, sans que la structure de l'algue en soit affectée, ce qui confirme le caractère parasymbionte de l'*A. bertianus*.

B — LES ASQUES.

1 - La paroi latérale des asques (Pl. II, III, V, IX, XI; Fig. 1).

La paroi des asques en cours de maturation comporte une exotunica, externe, et une endotunica (cf. BELLEMERE & HAFELLNER, 1982).

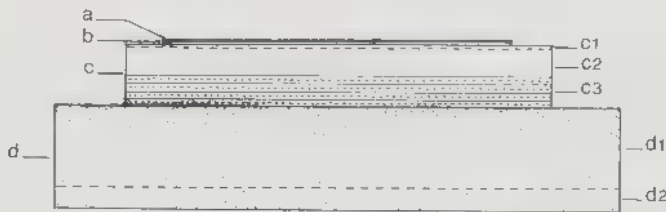


Fig. 1. — Structure de la paroi des asques du genre *Abrothallus* (schéma).

Fig. 1. — Strukturschema der Ascuswand von Arten der Gattung *Abrothallus*.

Fig. 1. — Structure of the ascus wall in the genus *Abrothallus* (schema).

L'exotunica est constituée de plusieurs couches. La plus externe, couche a, Patag+, est peut-être revêtue d'un mince gélif. La couche sous-jacente, couche b, en principe très mince et transparente aux électrons n'est qu'exceptionnellement distincte. La couche profonde, couche c, qui forme l'essentiel de l'exotunica est subdivisée en trois sous-couches; la sous-couche c1, plus externe, mince et très faiblement réactive au test de Thiéry, est à peine distincte; la sous-couche c2, sous-jacente, d'aspect clair, est bien développée, la sous-couche c3 assez épaisse, bien distincte par sa réaction Patag+, est stratifiée, au moins à maturité, chez *A. parmeliarum* (cf. Pl. XII-B, déhiscence).

L'endotunica, constituée par la couche d de la paroi, est déjà bien développée au stade où la vésicule ascale est présente; sa texture est alors granuleuse; des fibrilles longitudinales plus ou moins stratifiées n'y sont bien distinctes qu'à un stade déjà avancé de la maturation des spores (Pl. II, III); elles s'effacent avant la déhiscence. Dans les asques encore jeunes la partie externe de la couche d est souvent assez réactive au test de Thiéry et, par suite, la transition est graduelle avec l'exotunica dont la partie profonde est Patag+ (sous-couche c3). On observe rarement une mince sous-couche claire entre l'endo- et l'exotunica. En fin de maturation des ascospores (Pl. IX, XI) l'endotunica apparaît clivée en deux sous-couches, d1, externe, et d2, interne, mince et un peu plus granu-

leuse. Cette subdivision de l'endotunica en deux sous-couches cesse quelque temps avant la déhiscence de l'asque.

2 - L'apex des asques (Pl. II, III, IX A & B, XI).

Dans la partie supérieure de l'asque la couche d de la paroi s'épaissit de façon graduelle formant un dôme apical dont l'axe est occupé par une chambre oculaire. Chez le jeune asque, celle-ci est à peu près aussi haute que large et ses bords sont sensiblement parallèles. Vers la maturité de l'asque elle s'allonge, se rétrécit et prend alors la forme d'une lanterne vénitienne.

En fin de maturation des ascospores la couche d se clive à l'apex en deux sous-couches d1 et d2, comme dans la paroi latérale de l'asque, mais cette subdivision s'estompe peu avant la déhiscence.

Au voisinage même de la chambre oculaire la partie profonde de la couche d est un peu plus grumeleuse; on n'y a pas décelé de différenciation particulière (Pl. IX, XI).

3 - La déhiscence des asques (Pl. IV, XII; Fig. 2).

La déhiscence des asques est typiquement fissituniquée (cf. DUGHI, 1957; BELLEMÈRE & HAFELLNER, 1982). Après la rupture de l'exotunica à l'apex de l'asque, l'endotunica (couche d) s'en sépare, s'allonge considérablement et atteint le sommet de l'hyménium. L'endotunica ainsi évaginée présente une nette texture fibrilleuse mais n'est pas subdivisée en deux sous-couches distinctes; on observe seulement que, sur une faible épaisseur, sa partie externe est un peu plus granuleuse et légèrement plus réactive au test de Thiéry. Dans l'exotunica la couche c est nettement stratifiée. Dans l'asque ouvert le contact entre l'exotunica et l'endotunica ne montre aucun hiatus : les deux parties de la paroi ont une texture granuleuse et ne sont pas séparées par une lamelle de texture ou de réactivité différente.

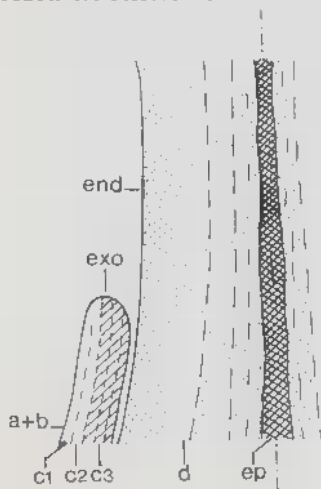


Fig. 2. - Déhiscence des asques du genre *Abrothallus*. Interprétation des structures pariétales (schéma).

Fig. 2. - Öffnungsweise der Asci von Arten der Gattung *Abrothallus*. Interpretationsschema der Wandstrukturen.

Fig. 2. - Ascus dehiscence in the genus *Abrothallus*. Wall structures interpretation (schema).

C — LE DÉVELOPPEMENT DES ASCOSPORES.

1 - Les jeunes ascospores (Pl. V, VI).

Les très jeunes ascospores (stade primordial), de forme assez cubique, sont en disposition unisériée dans l'asque. Leur cytoplasme est dense, de texture très fine et peu réactif au test Patag. Il contient un noyau central volumineux. On y observe des globules lipidiques de diverses tailles mais toujours relativement petits et de très petites vacuoles. Le reticulum endoplasmique est beaucoup moins distinct que celui de l'épipleme. Des microvésicules sont présentes.

A la fin du stade primaire ou au début du stade secondaire les ascospores se subdivisent par une cloison transversale. Elles renferment alors des globules lipidiques de taille plus importante rassemblés en masses irrégulières (Pl. VI-B).

A un stade secondaire plus avancé (Pl. VI-C) les ascospores sont entourées d'une périspore relativement développée. Celle-ci comporte deux strates. La strate interne, plus importante, est nettement réactive au test de Thiéry; elle est creusée de nombreux petits alvéoles d'aspect clair dont la forme est irrégulière. La périspore externe très mince est Patag-. Sous la périspore, la paroi propre de la spore est finement granuleuse; elle est séparée du sporoplasme par un espace périplasmique clair.

2 - La pigmentation des ascospores (Pl. VII, VIII, X, XIII; Fig. 3).

L'amorce de la pigmentation (Pl. VII, XIII) :

A un stade ultérieur, quelques globules isolés, de petite taille (0,15 à 0,2 μm), faiblement réactifs au test de Thiéry mais renfermant plusieurs grains très petits (ca 15 nm) et fortement Patag +, apparaissent dans la périspore. On en rencontre aussi dans le septum où ils sont rares (Pl. VII) et situés plutôt vers sa marge (Pl. XIII). Ces globules qui vont devenir abondants lorsque les spores apparaissent distinctement pigmentées au microscope ordinaire sont manifestement en relation avec la pigmentation. On ne sait cependant pas si le pigment est représenté par les grains qu'ils contiennent ou s'il se trouve dans leur stroma, ou même, s'il est présent dans les deux à la fois. Pour ne rien préjuger on parlera donc ici de «globules de pigmentation».

A ce stade les alvéoles de la périspore interne s'agrandissent.

L'extension de la pigmentation (Pl. VIII) :

Quand la spore est déjà nettement pigmentée, une endospore (= paroi secondaire) se développe entre le sporoplasme et la paroi propre de la spore. Elle se distingue de celle-ci par la plus grande réactivité des granules qui la constituent et par sa stratification (trois strates au moins sont discernables à ce stade). L'endospore se développe sur toute la face interne de la paroi sporale, y compris le septum.

Dans la périspore, les alvéoles claires de forme et de taille diverses sont dans l'ensemble plus volumineux et plus proches les uns des autres.

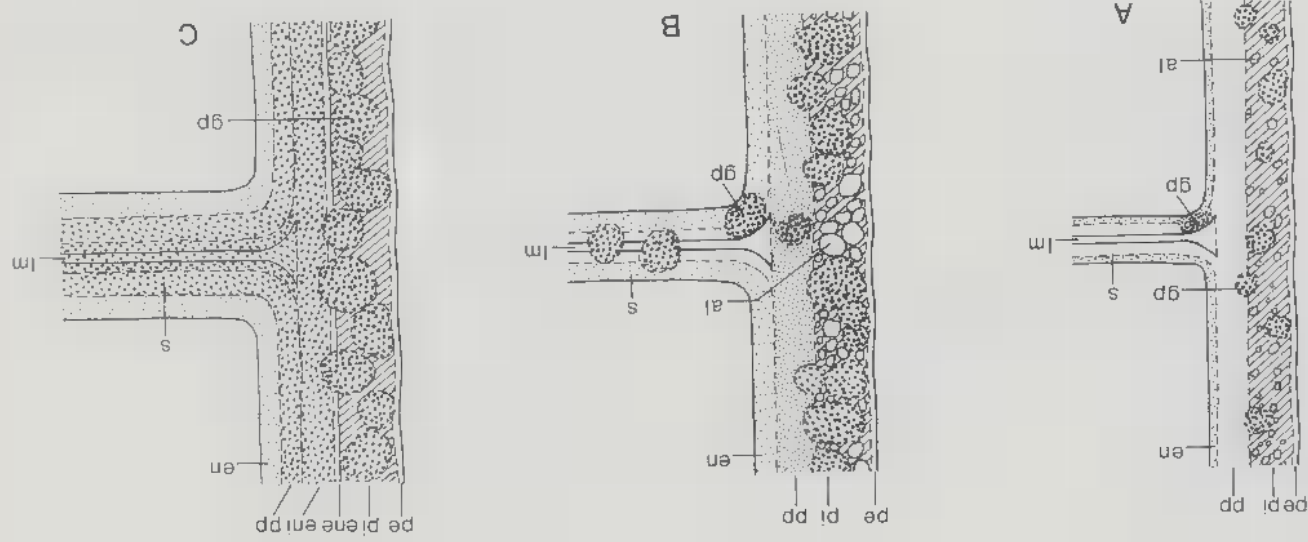


Fig. 3. — Développement de la pigmentation de la paroi et du septum des ascospores dans le genre *Abrothallus* (schéma). — A : Apparition des globules de pigmentation (gp) et des alvéoles (al) de la périspore. — B : Ascospore en cours de pigmentation. — C : Ascospore mûre.

Fig. 3. — Schema der Pigmentierungsweise von Ascosporenwand und septum bei Arten der Gattung *Abrothallus*. — A : Auftreten von Pigmentglobuli (gp) und Alveolen (al) im Perispor. — ■ : Ascospore im Stadium fortschreitender Wandpigmentierung. — □ : Reife Ascospore.

Fig. 3. — Pigmentation development in the wall and the septum of ascospores in the genus *Abrothallus* (schema). — A : Apparition of pigmentation globules (gp) and alveoles (al) in the perispore. — B : Ascospore during pigmentation. — C : Mature ascospore.

Les globules de pigmentation, qui sont plus gros et plus volumineux, sont quelquefois confluent. Leur position est remarquable. Ils peuvent être au contact direct des alvéoles de la périspore et aussi déborder éventuellement vers l'intérieur ou être à cheval sur la périspore et la paroi propre.

Dans le septum les globules de pigmentation sont devenus si abondants qu'ils en masquent la structure fine. En particulier, la fine lamelle claire médiane du septum, indiscutablement présente, est souvent difficile à déceler. Les globules peuvent déborder jusque dans l'endospore, donc plus profondément que sur les faces latérales de la spore.

Les ascospores pigmentées presque mûres (Pl. X, XIII-B) :

Quand la spore est presque mûre, la périspore est dépourvue de texture alvéolaire; ses globules de pigmentation deviennent contigus mais les grains Patag+ qu'ils renferment restent distincts. Sous la périspore la partie externe de la paroi propre reste dépourvue de pigment; elle apparaît alors comme une mince lamelle claire d'épaisseur un peu irrégulière. Cette lamelle recouvre une couche fortement réactive au test de Thiéry, formée à la fois par la partie profonde de la paroi propre et par la partie la plus externe de l'endospore qui ne se distinguent plus nettement l'une de l'autre. Dans cette couche, de texture très dense, très homogène, on ne reconnaît plus les granules de pigmentation qui se sont fusionnés; les petits grains Patag+ qu'ils contiennent sont eux-mêmes devenus étroitement contigus. La partie interne de l'endospore conserve un aspect clair car les granules Patag+ qu'elle renferme sont relativement dispersés. Le septum, très réactif au test de Thiéry, de texture dense, est perforé en son centre. La surface de l'ascospore est nettement verruqueuse.

Le sporoplasme de chacune des deux loges de l'ascospore contient plusieurs globules lipidiques d'assez forte taille.

Les ascospores mûres (Pl. X-B; IV-A) :

Lorsque l'ascospore est mûre la lamelle correspondant à la partie externe de la paroi propre devient plus nette. La texture de la partie profonde de la paroi sporale, Patag+, ainsi que celle du septum, devient encore plus dense; la lamelle médiane claire du septum n'est plus distincte. Au contraire, l'aspect de la périspore se modifie peu et sa texture devient plutôt un peu moins dense.

DISCUSSION

Le genre *Abrothallus*, non lichénisé, malgré l'aspect de ses ascocarpes et la déhiscence fissitunique typique de ses asques ne peut être inclus dans les Lecanidiaceae (= Patellariaceae) (ERIKSSON, 1982, 1983, 1984). En effet il diffère des *Lecanidion* (= *Patellaria*), genre type de cette famille, par sa biologie, sa forme conidienne, ses ascospores et aussi par ses asques.

1) La biologie.

Les *Abrothallus* sont normalement parasymbiotiques, ne devenant éventuellement parasites que si le lichen hôte est affaibli. Un tel mode de vie n'est pas connu chez les Lecanidiaceae.

2) La forme conidienne.

Des anamorphes sont connus chez différentes espèces d'*Abrothallus*; ils appartiennent au genre *Vouauxiomyces* (Coelomycètes, Sphéropsidales) (HAWKS-WORTH, 1981). L'existence d'anamorphes dans le genre *Lecanidion* est très douteuse (BUTLER, 1940). Les *Rhytidhysterium*, dont les affinités sont avec les Lecanidiaceae, n'ont, semble-t-il, que des spermogonies (BEZERRA & KIMBROUGH, 1982).

3) Les apothécies.

Les apothécies hémisphériques et sans rebord des *Abrothallus* ont une forme différente de celle du *Lecanidion* et leur développement est très probablement différent. D'après SCHAECHTELIN & WERNER (1926), le jeune ascarpe d'*Abrothallus* est une coque fermée; après sa déhiscence, il ne semble pas que s'établisse une croissance marginale génératrice de paraphyses vraies comme c'est le cas chez *Lecanidion atratum* (= *Patellaria atrata*) (BELLEMÈRE, 1967), et probablement aussi, chez les *Rhytidhysterium* ainsi que chez d'autres genres affines des *Lecanidion* (comme *Eutrybliella*, *Tryblidaria*) (BELLEMÈRE, 1971), bien que cela soit quelquefois controversé (BEZERRA & KIMBROUGH, 1982).

4) Les ascospores.

Alors que la surface des ascospores du *Lecanidion* est lisse, celle des *Abrothallus* est nettement verruqueuse ainsi qu'on le constate facilement au microscope photonique. D'autre part, les ascospores des *Abrothallus* sont pigmentées, au contraire de celles du *Lecanidion*. Chez les deux genres la paroi est en partie réactive au test de Thiéry mais dans les ascospores du *Lecanidion* on ne retrouve pas les processus remarquables de la pigmentation des ascospores d'*Abrothallus*. On a vu que ceux-ci débutent presque simultanément dans la périspore et dans le septum, avec, selon les ascospores, une légère avance pour l'une ou l'autre de ces structures. Dans le septum, les espaces annulaires qui entourent l'extrémité de la lamelle médiane claire du septum peuvent fonctionner précocement comme centres générateurs de pigment (cf. CHADEFAUD, 1969). Cela a été observé aussi chez le *Catolechia wahlenbergii* (BELLEMÈRE & HAFELLNER, 1983) où il n'y a pas non plus de corrélation entre la structure des parois et l'emplacement des dépôts pigmentaires, les globules de pigmentation pouvant se trouver à cheval sur deux couches pariétales. A maturité, la texture des différentes zones pigmentées de la paroi diffère. Les sculptures externes pigmentées de la périspore résultent des inégalités de structure et de pigmentation. Par contre, la

texture de la paroi profonde est uniformément dense. Il est remarquable qu'une partie de la paroi ne soit pas envahie par le pigment.

5) Les asques.

Les asques des *Abrothallus* sont typiquement fissituniqués; leur déhiscence, de type «Jack in the box», s'effectue par décollement entre la couche c (couche la plus interne de l'exotunica) et la couche d (formant l'endotunica). Ce décollement s'effectue donc au même niveau que chez l'*Hysterographium fraxini* (BELLEMERE & HAFELLNER, 1982) et le *Lecanidion atratum* (BELLEMERE & al., 1986).

La structure fine de la paroi ascale d'*Abrothallus* diffère cependant légèrement de celle du *Lecanidion atratum* et aussi de celle du *Rhytidhysterium rufulum*, seule autre espèce considérée comme une Patellariaceae, ou proche de celles-ci (BEZERRA & KIMBROUGH, 1982), à avoir été étudiée en microscopie électronique (BELLEMERE, 1971; BEZERRA & KIMBROUGH, 1982).

Ainsi la couche d de la paroi des *Abrothallus* est nettement plus granuleuse que celle des *Lecanidion*. Sa fibrillation est moins affirmée et la réactivité de sa partie externe est un peu plus forte. En outre, la subdivision de la couche d en deux sous-couches d1 et d2 est plus tardive chez *Abrothallus* que chez le *Lecanidion* ou le *Rhytidhysterium*; de plus, chez les *Abrothallus*, la sous-couche d2 reste mince et localisée autour de la chambre oculaire.

Chez les *Abrothallus*, l'ensemble des strates b + c1 + c2 forme une zone claire à la périphérie de la paroi alors que chez le *Lecanidion*, et semble-t-il aussi chez le *Rhytidhysterium* (BEZERRA & KIMBROUGH, 1982 : 578), seul c2 est clair, l'ensemble b + c1 formant une zone sombre. En outre, la sous-couche c3 de l'exotunica est mieux individualisée, plus réactive et plus profonde chez les *Abrothallus* que chez le *Lecanidion*. Toutefois, chez le *Rhytidhysterium* cette sous-couche paraît, elle-aussi, bien différenciée. Enfin, chez les *Abrothallus* l'exotunica et l'endotunica ne sont pas nettement séparées par une mince lamelle claire bien distincte comme c'est le cas à la fois chez le *Lecanidion* et le *Rhytidhysterium*.

Le genre *Abrothallus* diffère donc du genre *Lecanidion*, genre type des Lecanidiaceae, par plusieurs caractères : biologie, forme conidienne, développement des ascocarpes, structures des ascospores, détails de structure des asques. Il diffère aussi d'autres genres considérés comme des Lecanidiaceae ou comme proches de celles-ci (*Rhytidhysterium*, *Eutrybliella*, *Trybliaria*). Le genre *Abrothallus* ne peut donc être placé dans les Lecanidiaceae.

Il est clair que les *Abrothallus* doivent être aussi séparés des *Hysterographium* non seulement par l'ultrastructure de leurs asques, bien que ces derniers soient eux-aussi fissituniqués, mais aussi par leurs ascospores (cf. BELLEMERE, 1975), le développement de leur ascocarpe et leur biologie.

On ne peut cependant pas placer les *Abrothallus* dans une famille nouvelle avant d'avoir examiné avec quelques détails l'ultrastructure des *Opegrapha* et des *Arthonia* qui pourraient avoir des affinités avec le genre *Abrothallus*. Un

nouveau genre de Champignon lichénicole, vient en effet d'en être rapproché par HAFELLNER (1982), le genre *Lichenostigma*. De plus, des études préliminaires, en microscopie électronique, d'un *Opegrapha* et d'un *Arthonia* nous ont révélé une structure alvéolaire de la périspore des ascospores évoquant celle des *Abrothallus*.

REMERCIEMENTS :

Nous remercions très vivement pour leur assistance technique M. Letalnet et E. Vast pour le tirage des photographies, T. Casses pour les dessins et M. André pour la frappe du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ARX J.A. von and MULLER E., 1975 — A re-evaluation of the bitunicate Ascomycetes with keys to families and genera. *Stud. Mycol.* 9 : 159 p.
- BELLEMÈRE A., 1967 — Contribution à l'étude du développement de l'apothécie chez les Discomycètes Inoperculés. *Bull. Soc. Mycol. France* 183 : 395-640 et 753-931.
- BELLEMÈRE A., 1971 — Les asques et les apothécies des Discomycètes bituniqués. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, sér. 12, 12 : 429-464.
- BELLEMÈRE A., 1975 — Étude ultrastructurale des asques : la paroi, l'appareil apical, la paroi des ascospores chez des Discomycètes Inoperculés et des Hystériaies. *Physiol. Vég.* 13, 3 : 393-406.
- BELLEMÈRE A., 1977 — L'appareil apical de l'asque chez quelques Discomycètes : étude ultrastructurale comparative. *Rev. Mycol. (Paris)* 41 : 233-264.
- BELLEMÈRE A. et HAFELLNER J., 1982 — Étude ultrastructurale des asques bituniqués de l'*Hysterographium fraxini* (Pers. ex Fr.) de Not. (Ascomycètes, Hystériaies) : développement de la paroi et déhiscence. *Cryptogamie, Mycol.* 3 : 261-295.
- BELLEMÈRE A. et HAFELLNER J., 1983 — L'appareil apical des asques et la paroi des ascospores du *Catolechia wahlenbergii* (Ach.) Flotow ex Koerber et de l'*Epilichen scabrosus* (Ach.) Clem. ex Haf. (Lichens, Lécánorales) : étude ultrastructurale. *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.* 4 : 1-36.
- BELLEMÈRE A., MALHERBE M.C. et HAFELLNER J., 1986 — Les asques bituniqués du *Lecanidion atratum* (Hedw.) Endl. [= *Patellaria atrata* (Hedw.) Fr.] (Lecanidiaceae = Patellariaceae) : étude ultrastructurale de la paroi au cours du développement et à la déhiscence. *Cryptogamie, Mycol.* (en préparation).
- BEZERRA J.L. and KIMBROUGH J.W., 1982 — Culture and cytological development of *Rhytidhysterium rufulum* on *Citrus*. *Canad. J. Bot.* 60 : 568-579.
- BUTLER E.T., 1940 — Studies in the Patellariaceae. *Mycologia* 32 : 791-823.
- CHADEFAUD M., 1969 — Une interprétation de la paroi des ascospores septées, notamment celle des *Aglaospora* et des *Pleospora*. *Bull. Soc. Mycol. France* 85 : 145-157.
- CLAUZADE G. et ROUX C., 1976 — Les champignons lichénicoles non lichénisés. Montpellier, Univ. Sci. Techn. Languedoc, 110 p.

- CLEMENTS F.E. and SHEAR C.L., 1957 - *The genera of fungi*. New-York, Hafner, co., 1496 p., 58 pl.
- DENNIS R.W.G., 1978 - *British Ascomycetes*. Vaduz, J. Cramer, 585 p.
- DUGHI R., 1957 - Membrane ascale et reviviscence chez les Champignons lichéniques discocarpes inoperculés. *Ann. Fac. Sci. Marseille* 26 : 3-20.
- ERIKSSON O., 1982 - Revision of «Outline of the Ascomycetes - 1982». *Systema Ascomycetum* 1. Umea, O. Eriksson : 1-16.
- ERIKSSON O., 1983 - Outline of the Ascomycetes 1983. *Systema Ascomycetum* 2. Umea, O. Eriksson : 1-37.
- ERIKSSON O., 1984 - Outline of the Ascomycetes 1984. *Systema Ascomycetum* 3. Umea, O. Eriksson : 1-72.
- FARR E.R., LEUSSINK J.A. et STAFLEU F.A., 1979 - *Index nominum genericorum (plantarum)*. Vol. 1. Utrecht, Bohp, Scheltema et Holkema, 630 p.
- HAFELLNER J., 1982 - Studien über lichenicole Pilze und Flechten. II. *Lichenostigma maureri* gen. et spec. nov. ein in den Ostalpen häufiger lichenicoler Pilz (Ascomycetes, Arthoniales). *Herzogia* 6 : 299-308.
- HAWKSWORTH D.L. and DYKO J., 1979 - *Lichenodiplis* und *Vouauxiomyces* : two new genera of lichenicolous Coelomycetes. *Lichenologist* 11 : 51-61.
- HAWKSWORTH D.L., 1981 - The lichenicolous Coelomycetes. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* 9 : 1-98.
- KESSLER K. von, 1930 - Die Flechtenparasiten. In : L. RABENHORST, *Kryptogamen Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz*. 2. Aufl., 8. Leipzig, Akad. Verlag., 712 p.
- KOTTE J., 1909 - Einige neue Fälle von Nebensymbiose (Parasymbiose). Inaugural Dissertation. Iena, Cbl. Bakt. 2. Abt 24.
- LUTTRELL E.S., 1973 - Loculoascomycetes. In : AINSWORTH G.C., SPARROW F.K. & SUSSMAN A.S., *The Fungi*, IV A. New York, Londres, Acad. Press : 135-219.
- NANNFELDT J.A., 1932 - Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten Inoperculaten Discomyceten. *Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal.*, ser. 4, ■ (2) : 368 p.
- NORDIN I., 1964 - *Abrothallus suecicus* a common lichenicolous fungus. *Svensk Bot. Tidskr.* 58 : 225-232.
- REHM H., 1896 - Ascomyceten : Hysteriaceen und Discomyceten. In : L. RABENHORST, *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz*, 2. Aufl., Bd. 1, Abt. 3, Leipzig, Akad. Verlag., 1275 p.
- SANTESSON R., 1960 - Lichenicolous fungi from northern Spain. *Svensk Bot. Tidskr.* 54 : 499-522.
- SCHAECHTELIN J. et WERNER R.G., 1926 - Développement et biologie de l'*Abrothallus parmeliarum* Smfldt. *Bull. Soc. Mycol. France* 42 : 233-243.
- SPURR A.R., 1969 - A low viscosity embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26 : 41-43.
- THIERY J.P., 1967 - Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microscop.* 6 : 987-1018.
- VOUAUX L., 1913 - Synopsis des champignons parasites des Lichens. Discomycètes. *Bull. Soc. Mycol. France* 29 : 399-494.
- ZOPP F.W., 1896 - Übersicht der auf Flechten schmarotzenden Pilze. *Hedwigia* 35 : 312-366.

ABRÉVIATIONS DES LÉGENDES DES PLANCHES ET DES FIGURES

a :	couche a	end :	endotunica
ad :	asque déhiscent	ene :	partie externe de l'endospore
al :	alvéoles dans la périspore	eni :	partie interne de l'endospore
as :	ascospore	ep :	épiplasma
b :	couche b	exo :	exotunica
c :	couche c	g :	gonidie
c1 :	sous-couche c1	gp :	globule de pigmentation
c2 :	sous-couche c2	l :	globule lipidique
c3 :	sous-couche c3	lm :	lamelle médiane du septum
cc :	couche claire	p :	périspore
ci :	couche interne Patag+	pa :	paroi d'ascospore
co :	chambre oculaire	pe :	périspore externe
cx :	cortex	pi :	périspore interne
d :	couche d	pp :	paroi propre de l'ascospore
d1 :	sous-couche d1	s :	septum
d2 :	sous-couche d2	se :	strate externe claire de la couche d.
en :	endospore		

IN DEN LEGENDEN UND TAFELN VERWENDETE ABKÜRZUNGEN

a :	Schicht a	end :	Endotunica
ad :	sich öffnender Ascus	ene :	äusserer Teil des Endospors
al :	Alveolen im Perispor	eni :	innerer Teil des Endospors
as :	Ascospore	ep :	Epiplasma
b :	Schicht b	exo :	Exotunica
c :	Schicht c	g :	Algenzelle
c1 :	Unterschicht c1	gp :	Pigmentgranulum
c2 :	Unterschicht c2	l :	Lipidtröpfchen
c3 :	Unterschicht c3	lm :	Mittellamelle des Septums
cc :	helle Schicht	p :	Perispor
ci :	innere, Patag+ Schicht	pa :	Ascosporenwand
co :	«chambre oculaire»	pe :	äusseres Perispor
cx :	Rindenschicht	pi :	inneres Perispor
d :	Schicht d	pp :	Eigenwand der Ascospore
d1 :	Unterschicht d1	s :	Septum
d2 :	Unterschicht d2	se :	äussere, helle Schicht der Schicht- gruppe d
en :	Endospor		

ABBREVIATIONS IN LEGENDS OF PLATES AND FIGURES

a :	a layer	end :	endotunica
ad :	dehiscent ascus	ene :	external part of the endospore
al :	alveoles in the perispore	eni :	internal part of the endospore
as :	ascospore	ep :	epiplasm
b :	b layer	exo :	exotunica
c :	c layer	g :	gonidia
c1 :	c1 underlayer	gp :	pigmentation globule
c2 :	c2 underlayer	l :	lipid globule
c3 :	c3 underlayer	lm :	median sheath of the septum
cc :	clear layer	p :	perispore
ci :	internal layer, Patag+	pa :	ascospore wall
co :	ocular chamber	pe :	external part of the perispore
cx :	cortex	pi :	internal part of the perispore
d :	d layer	pp :	proper wall of the ascospore
d1 :	d1 underlayer	s :	septum
d2 :	d2 underlayer	se :	external clear sheath of the d layer
en :	endospore		

Planche I. — *Abrothallus bertianus*. Coupe d'un thalle hôte de *Parmelia glabratula* (Patag). — A : Les hyphes parasymbiotiques de l'*Abrothallus* (flèche) reconnaissables à la plus forte réactivité de la couche externe de leur paroi viennent au contact des gonidies sans affecter leur structure. — ■ : Détail, cf. A.

Tafel I. — *Abrothallus bertianus*. Schnitt durch den Wirtsthallus von *Parmelia glabratula* (Patag). — A : Die parasymbiotischen Hyphen des *Abrothallus* (Pfeil), erkennbar an der stärkeren Reaktivität der äusseren Wandschicht, kommen in Kontakt mit den coccalen Algen, ohne deren Struktur zu verändern. — B : Detail, vergl. A.

Plate I. — *Abrothallus bertianus*. Section of a host thallus of *Parmelia glabratula* (Patag). — A : Parasymbiotic hyphae of *Abrothallus* (arrow) which are more reactive in the extern part of their wall come in contact with the gonidies whose structure is not modified. — B : Detail, cf. A.



Planche II. — *Abrothallus bertianus*. Apex d'un asque en cours de maturation (Patag). — A : Ensemble. — B : Détail de A. Remarquer l'aspect granuleux de la couche d de la paroi ascale et la texture alvéolaire de la périspore des ascospores.

Tafel II. — *Abrothallus bertianus*. Spitze eines reifenden Ascus (Patag). — A : Übersicht. — B : Detail von A. Man beachte den körnigen Aspekt der Schicht d und die alveoläre Textur des Perisporis der Ascosporen.

Plate I. — *Abrothallus bertianus*. Apex of an ascus during the maturation (Patag). — A : General feature. — B : Detail of A. Note the granular structure of the d layer of the ascus wall and the alveolar texture of the perispore in the ascospores.

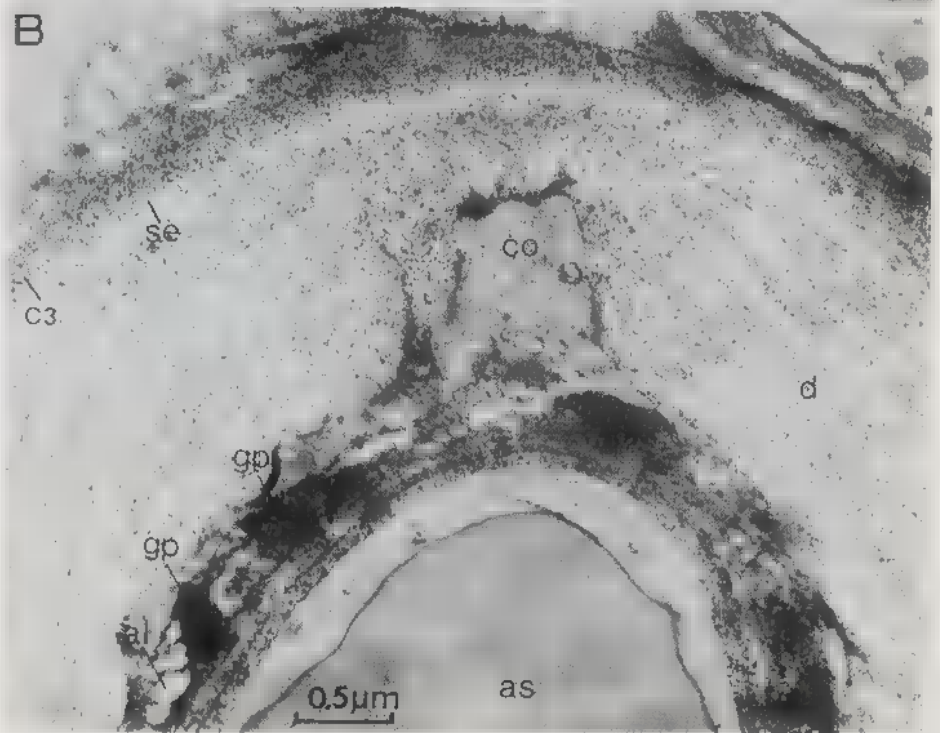


Planche III. - *Abrothallus bertianus*. Apex d'un asque peu avant la déhiscence (Patag).

La coupe longitudinale est légèrement latérale et la chambre oculaire n'est pas coupée axialement. Remarquer, dans l'ascospore, la différence de texture entre la périspore, d'une part, et la couche Patag + plus profonde de la paroi et le septum, d'autre part. La partie la plus interne de l'endospore au contact du sporoplasme est transparente.

Tafel III. - *Abrothallus bertianus*. Spitze eines Ascus kurz vor der Sporenabgabe (Patag). - Der Längsschnitt ist etwas seitlich geführt und die «chambre oculaire» ist nicht axial geschnitten. Man beachte an der Ascospore die Texturunterschiede zwischen dem Perispor, der tiefer liegenden Patag + Wandschicht und dem Septum. Der innerste Teil des Endospors, der mit dem Sporoplasma in Kontakt steht, ist elektronentransparent.

Plate III. - *Abrothallus bertianus*. Apex of an ascus nearly dehiscent (Patag). The longitudinal section is somewhat lateral, so the ocular chamber is not axially sectioned. Note, in the ascospore, the septum and the Patag + layer, deeper in the wall, have a structure different of the perispore one. The more internal part of the endospore, just in contact with the sporoplasm, is transparent.



Planche IV. — *Abrothallus bertianus*. Déhiscence de l'asque (Patag). — A : Déhiscence fissituniquée typique; l'endotunica est dévaginée au sommet de l'asque. Remarquer la structure de la paroi de l'ascospore mûre. — B : Un asque presque mûr qui n'est pas encore déhiscent (coupé un peu latéralement) s'est développé à l'intérieur d'un asque qui a libéré ses spores et dont l'endotunica dévaginée persiste à l'apex.

Tafel IV. — *Abrothallus bertianus*. Öffnungsweise des Ascus (Patag). — A : Die Öffnungsweise ist typisch fissitunicat. Die Endotunica ist an der Ascusspitze ausgetreten. Man beachte die Wandstruktur der reifen Ascospore. — B : Ein fast reifer Ascus, der sich noch nicht geöffnet hat (Schnitt etwas seitlich geführt), hat sich im Innern eines Ascus entwickelt, der seine Sporen schon freigesetzt hat und dessen vorgestülpte Endotunica am Apex persistiert.

Plate IV. — *Abrothallus bertianus*. Ascus dehiscence (Patag). — A : Typical fissitunicate dehiscence; the endotunica is devaginated at the top of the ascus. Note the structure of the wall in the mature ascospore. — B : A nearly mature ascus, which is not still dehiscient (somewhat laterally sectionned) is developed in the inside of an ascus whose ascospores have been released; the devaginated endotunica persists at the apex of the ascus.

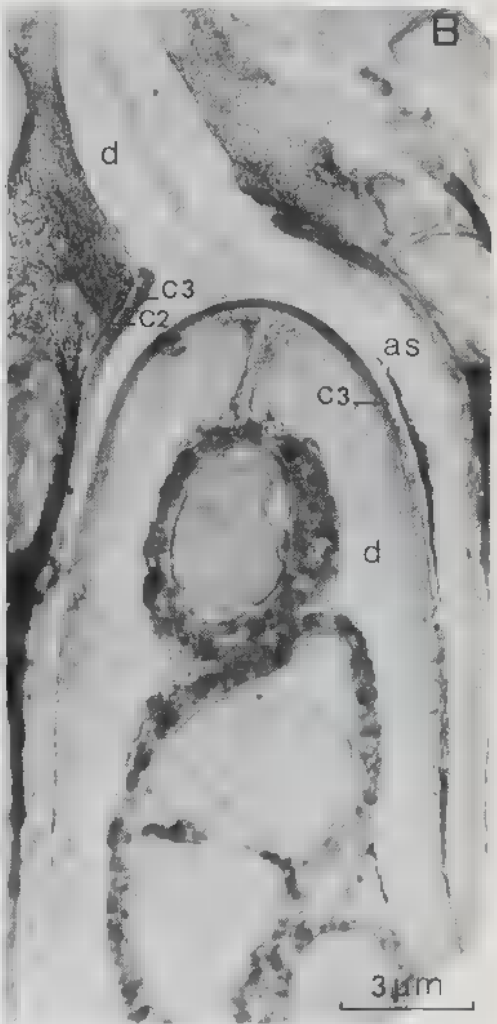
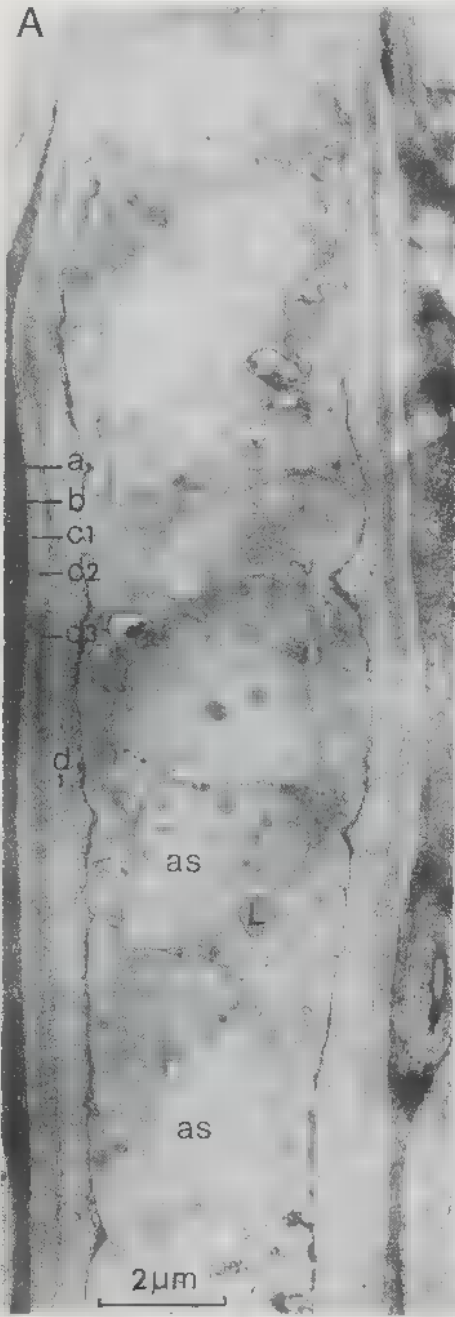


Planche V. — *Abrothallus bertianus*. Ascospores très jeunes (Patag). — A : Ascospores au stade primordial en disposition unisériée dans l'asque. — B : détail de A.

Tafel V. — *Abrothallus bertianus*. Sehr junge Ascosporen (Patag). — A : Ascosporen im Primordialstadium in einreihiger Anordnung im Ascus. — B : Detail von A.

Plate V. — *Abrothallus bertianus*. Very young ascospores (Patag). — A : Ascospores at the primordial stage with an uniseriate disposition in the ascus. — B : Detail of A.

A



B

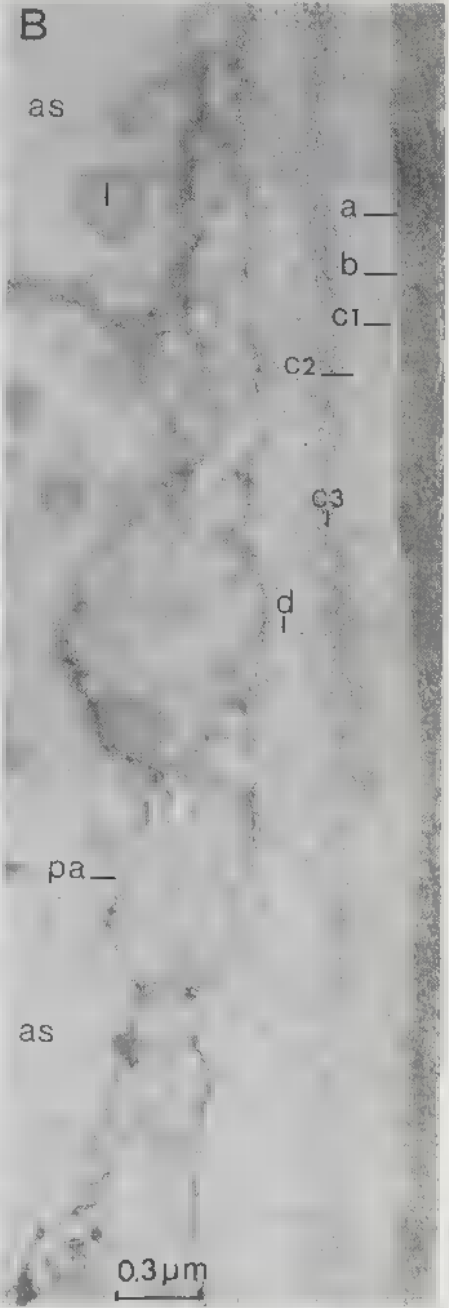


Planche VI. — *Abrothallus bertianus*. Jeunes ascospores (Patag). — A : Partie supérieure d'un asque et jeunes ascospores (coupe un peu latérale). — B : Détail d'une ascospore au début du stade secondaire: le dépôt de la périspore, Patag⁺, s'amorce. — C : Détail de la paroi d'un asque et de celle d'une ascospore au stade secondaire. Remarquer la texture finement alvéolaire de la périspore.

Tafel VI. — *Abrothallus bertianus*. Junge Ascosporen (Patag). — A : Oberer Teil eines Ascus und junge Ascosporen (Schnitt etwas seitlich). — B : Detail einer Ascospore am Beginn des Folgestadiums; die Anlage des Perispor, Patag⁺, beginnt. — C : Detail der Ascuswand und der Sporenwand im Folgestadium. Man beachte die fein alveoläre Textur im Perispor.

Plate VI. — *Abrothallus bertianus*. Young ascospores (Patag). — A : Superior part of an ascus with young ascospores (somewhat laterally sectionned). — B : Detail of an ascospore at the beginning of the secondary stage; the deposit of the perispore, Patag⁺ initiates. — C : Detail of the wall of an ascus and of an ascospore in the secondary stage. Note the small alveoles in the perispore.

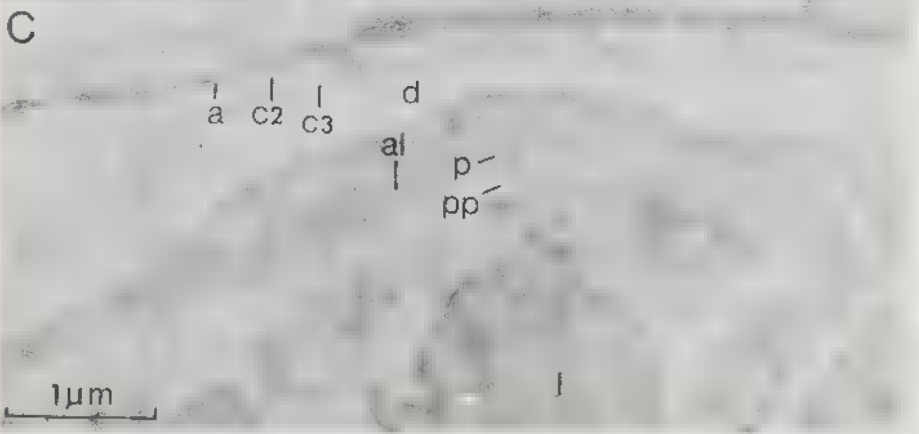
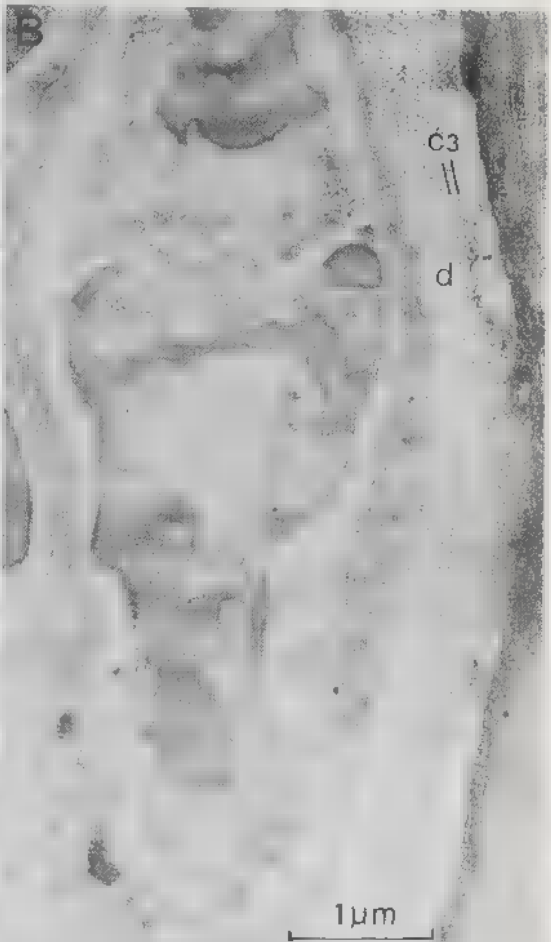


Planche VII. - *Abrothallus bertianus*. Début de pigmentation des ascospores (Patag). - A : Premières plages de pigmentation dans la périspore; de fins granules Patag+ sont aussi présents dans les angles d'un septum (flèche). - B : Ascospore en début de pigmentation. Des globules contenant de fins granules Patag+ sont dispersés dans la périspore. Quelques-uns sont présents dans le septum. - C : Détail de B. Remarquer la texture granuleuse de la couche d de la paroi de l'asque et sa plus grande réactivité dans sa partie externe (flèche).

Tafel VII. - *Abrothallus bertianus*. Beginn der Pigmentierung der Ascosporen (Patag). A : Die ersten Bereiche der Pigmentierung liegen im Perispor; feine Patag+ Körnchen sind auch in den Winkeln eines Septums (Pfeil) vorhanden. - B : Ascospore am Beginn der Pigmentierung. Feine Patag+ Körnchen enthaltende Globuli sind im Perispor zerstreut. einige sind im Septum vorhanden. - C : Detail von B. Man beachte die körnige Textur der Schicht d der Ascuswand und ihre grössere Reaktivität im äusseren Teil (Pfeil).

Plate VII. - *Abrothallus bertianus*. Beginning of the pigmentation of the ascospores (Patag). - A : First areas of pigmentation in the perispore; small granulations Patag+ are also present in the external part of a septum (arrow). - B : Ascospore at the beginning of the pigmentation. Globules with small granulations (Patag+) are scattered in the perispore. Some of them also exist in the septum. - C : Detail of B. Note, in the ascus wall, the granular texture of the d layer with a more intense reactivity in its external part (arrow).

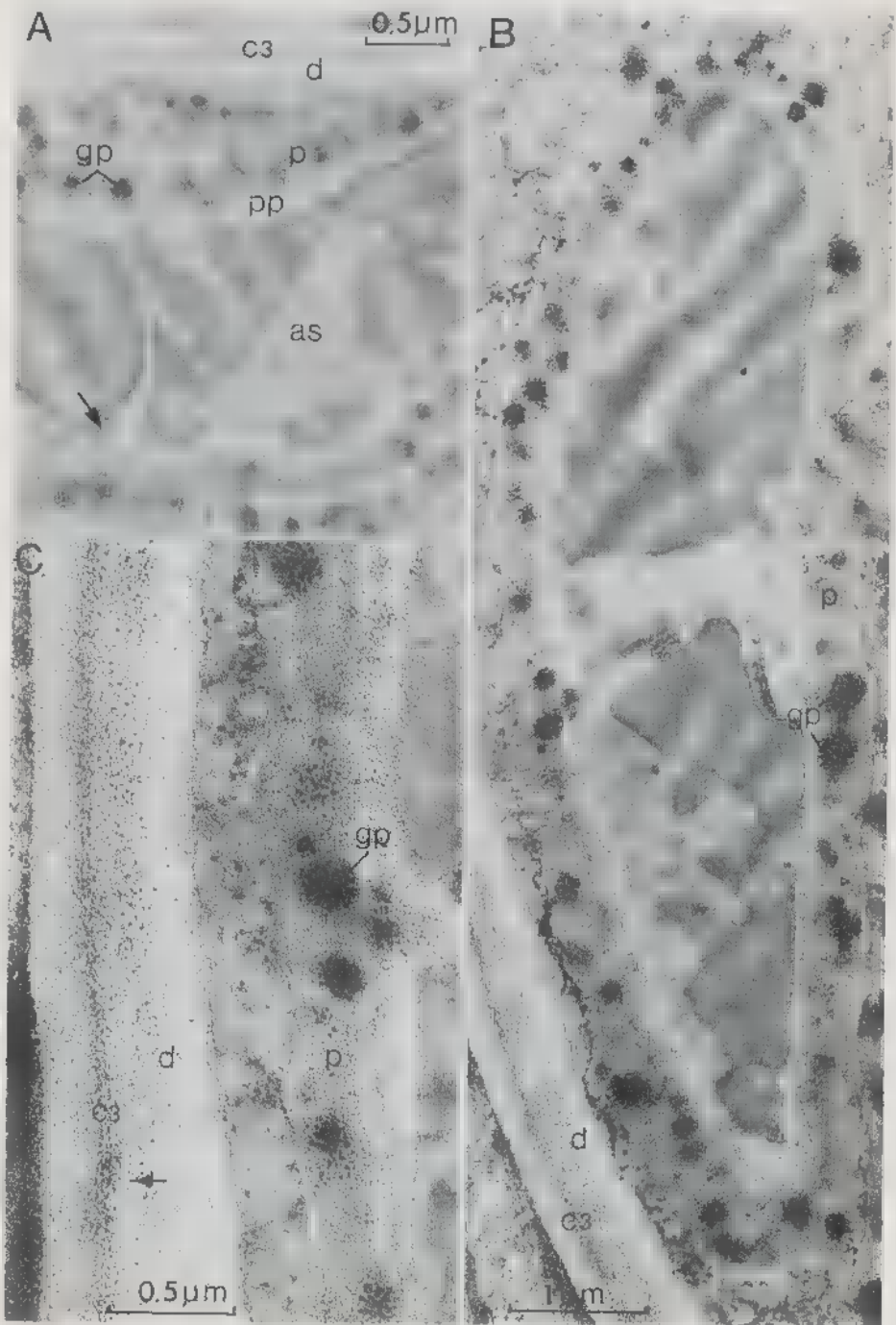


Planche VIII. — *Abrothallus bertianus*. Ascospore en cours de pigmentation (Patag). — Dans la périspore dont la structure alvéolaire est nette (flèche) les globules de pigmentation deviennent confluents; certains (double flèche) sont à cheval sur la paroi propre. L'endospore est développée; des granules de pigmentation peuvent s'y étendre au niveau du septum (triple flèche).

Tafel VIII. — *Abrothallus bertianus*. Ascospore während der voranschreitenden Pigmentierung (Patag). — im Perispor, dessen alveoläre Struktur deutlich ist (Pfeil), beginnen die Pigmentglobuli zusammenzufließen. einige drücken auf die Sporeneigenwand (Doppelpfeil). Das Endospor ist bereits entwickelt; Pigmentkörnchen können sich im Bereich des Septums bis dorthin ausbreiten (Dreifachpfeil).

Plate VIII. — *Abrothallus bertianus*. Ascospore during the pigmentation (Patag). In the perispore the structure is distinctly alveolar and the globules of pigmentation become confluent; some of them (double arrow) encroach on the proper wall. The endospore is well developed; granulations of pigmentation may be found in its septal part (triple arrow).



Planche IX. — *Abrothallus bertianus*. Asque presque mûre (Patag). — A : Apex d'un asque. Remarquer la subdivision de la couche d (d1, d2) et la forme en lanterne vénitienne de la chambre oculaire. — B : Apex d'un asque (cf. A). Remarquer le contenu vésiculeux de la chambre oculaire. — C : Ascospore mûre. Remarquer la perforation du septum et la différence de texture entre la périspore et le septum, d'une part, et la paroi interne Patag†, d'autre part. Remarquer aussi la lamelle claire, sous la périspore, formée par la partie externe de la paroi propre (flèche).

Tafel IX. — *Abrothallus bertianus*. Fast reifer Ascus (Patag). — A : Spitze eines Ascus. Man beachte die Untergliederung der Schicht d (d1, d2) und die lampionförmige «chambre oculaire». — B : Spitze eines Ascus (vergl. A). Man beachte den vesiculären Inhalt der «chambre oculaire». — C : Reife Ascospore. Man beachte den Porus im Septum und den Texturunterschied zwischen dem Perispor und dem Septum einerseits, und der inneren Patag† Wandschicht andererseits. Man beachte auch die helle Lamelle unter dem Perispor, die den äusseren Teil der Sporeneigenwand bildet.

Plate IX. — *Abrothallus bertianus*. Nearly mature ascus (Patag). — A : Apex of an ascus. Note the two underlayers d1 and d2 in the d layer and the special feature of the ocular chamber. — B : Apex of an ascus (cf. A.). Note the vesiculous content of the ocular chamber. — C : Mature ascospore. Note the perforation in the septum. The structure of the internal part of the wall is different of the structure of the perispore and the septum. Note also, under the perispore, the thin clear sheath which represents the internal part of the proper layer (arrow).

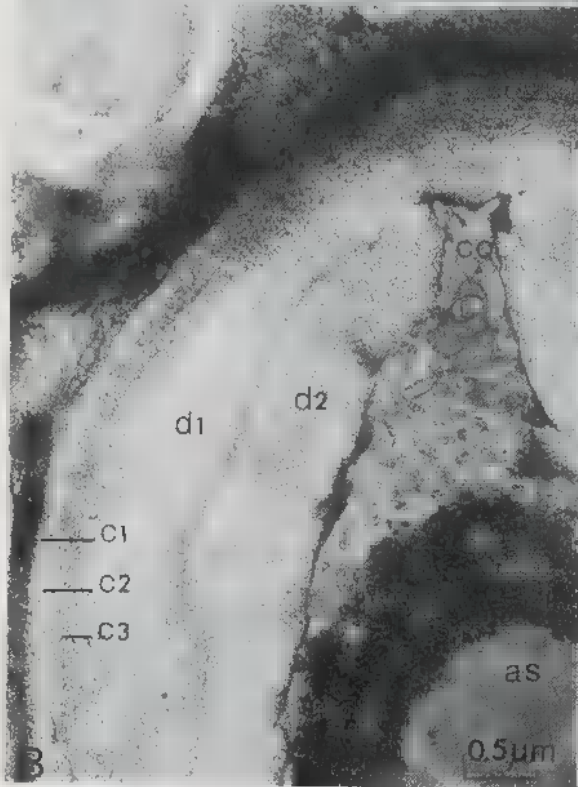
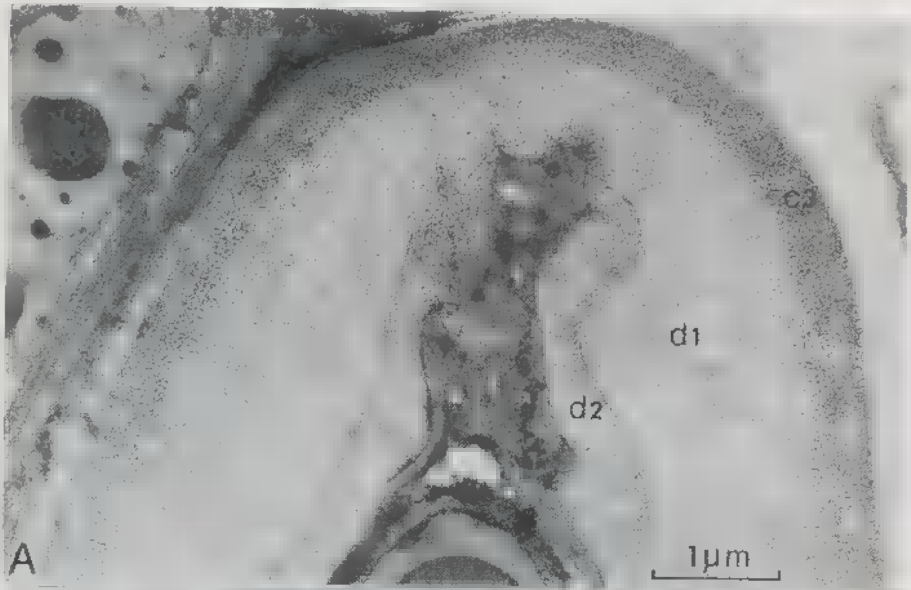


Planche X. — *Abrothallus bertianus*. Ascospores mûres (Patag). — A : Remarquer le septum perforé. — B : La lamelle claire sous la périspore est très nette. Noter la différence de texture entre la périspore, d'une part, et la paroi interne Patag⁺ et le septum, d'autre part.

Tafel X. — *Abrothallus bertianus*. Reife Ascosporen (Patag). — A : Man beachte das perforierte Septum. — B : Die helle Lamelle unter dem Perispor ist sehr deutlich. Man achte auf den Texturunterschied zwischen dem Perispor und der inneren Patag⁺ Wandschicht einerseits, und dem Septum andererseits.

Plate X. — *Abrothallus bertianus*. Mature ascospores (Patag). — A : Note the perforate septum. — B : The thin clear sheath under the perispore is quite distinct. Note the internal part of the wall and the septum have a structure which is different of the perispore one.

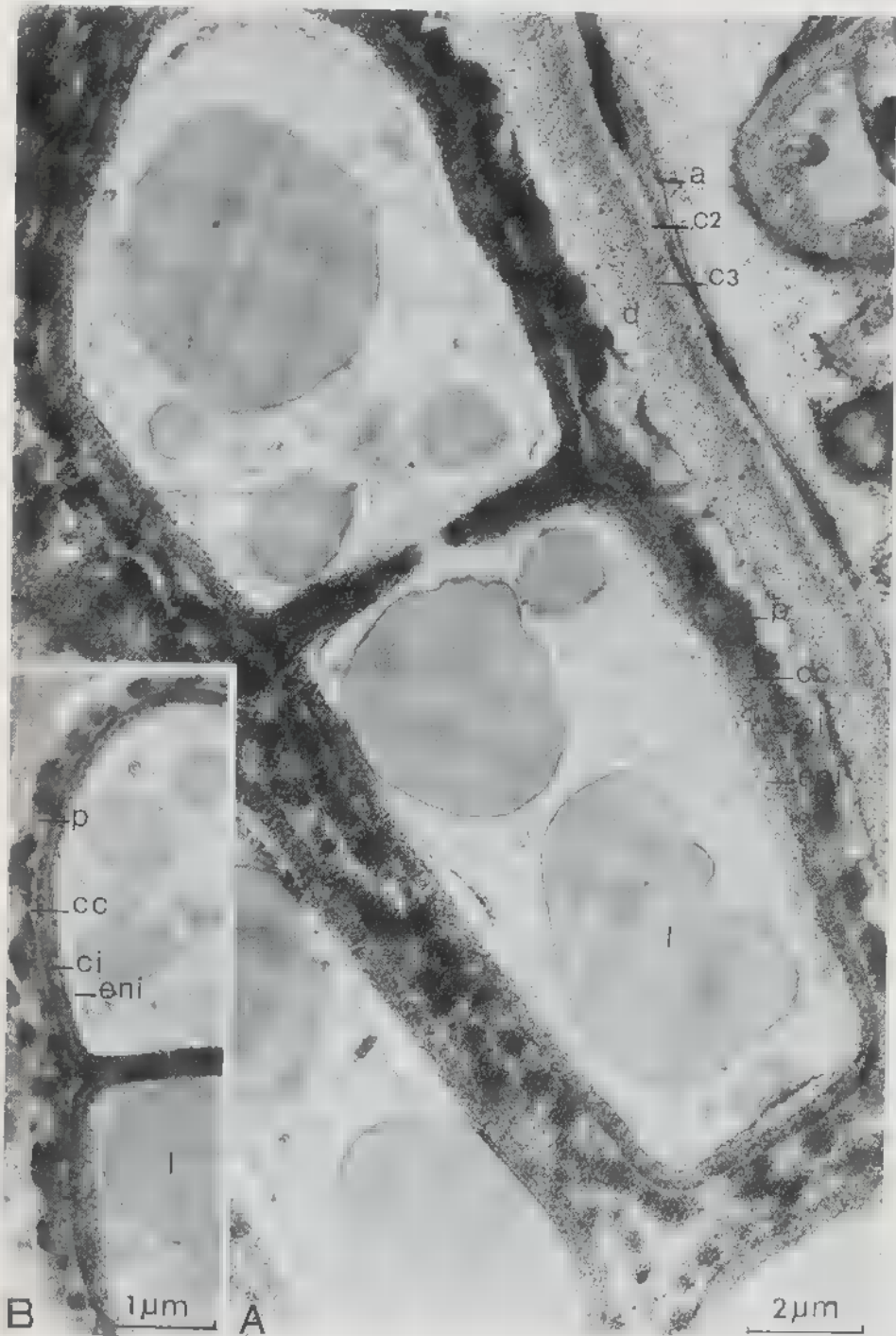


Planche XI. — *Abrothallus parmeliarum*. Apex d'asques (Patag). — A : Apex proche de la déhiscence. La couche d, assez fibrilleuse, est subdivisée en deux sous-couches (d1, d2). La chambre oculaire, étroite et profonde, est en forme de lanterne vénitienne. — B : Apex d'un asque moins différencié que A. La couche d non subdivisée, a une texture très granuleuse.

Tafel XI. — *Abrothallus parmeliarum*. Ascusspitzen (Patag). — A : Ascusspitze kurz vor der Sporenabgabe. Die ziemlich fibrilläre Wandschicht d ist in 2 Unterschichten (d1, d2) untergliedert. Die enge und tiefe «chambre oculaire» ist lampionförmig. — B : Spitze eines Ascus, der weniger weit entwickelt ist als der in A abgebildete. Die nicht untergliederte Schicht d hat eine körnige Textur.

Plate XI. — *Abrothallus parmeliarum*. Apex of asci (Patag). — A : Apex nearly dehiscent. Two underlayers (d1, d2) are distinct in the rather fibrillar d layer. The deep and narrow ocular chamber has a special feature. — B : Apex of an ascus younger than A. The d layer which has a very granular structure shows no subdivision.

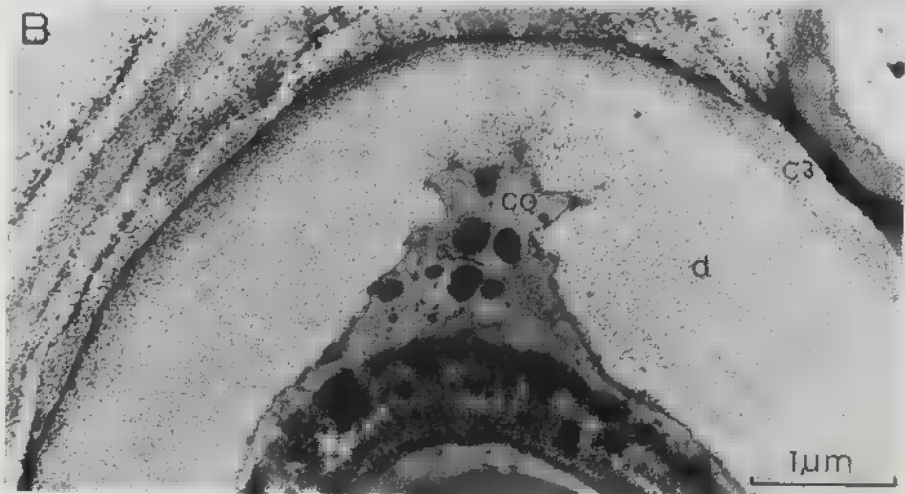
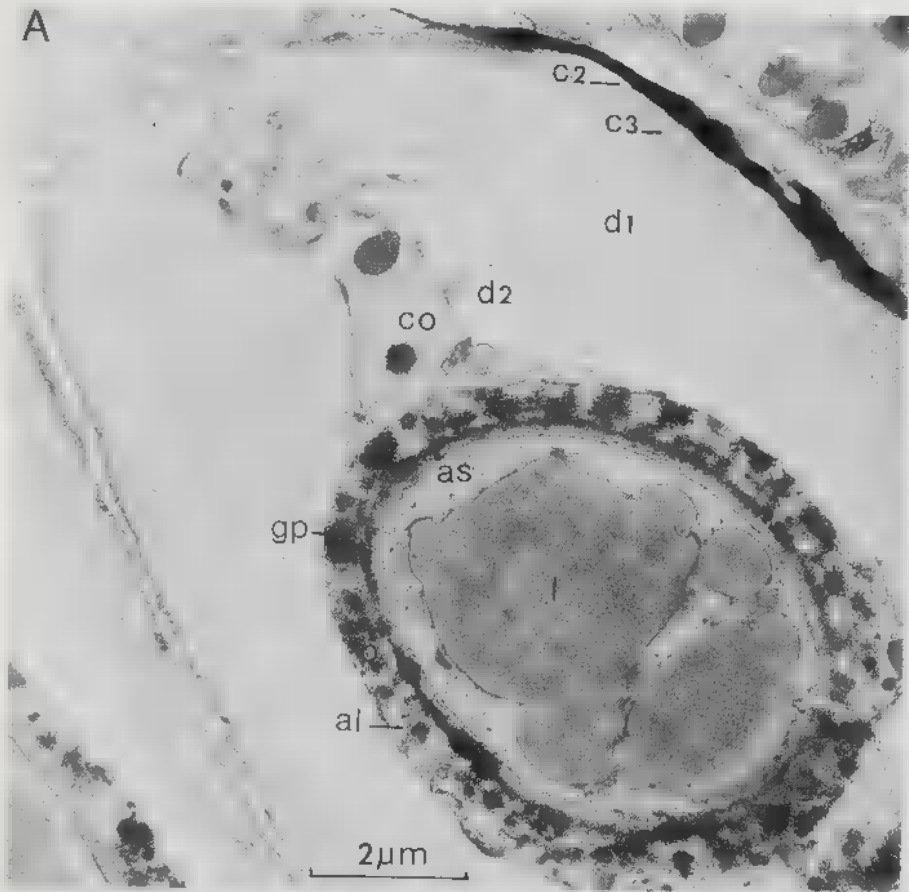


Planche XII. — *Abrothallus parmeliarum*. Déhiscence de l'asque (Patag). — A : Déhiscence fissituniquée typique. L'endotunica (couche d) est dévaginée. Elle ne présente pas clairement de subdivision interne. — B : Détail de A. L'exotunica est finement stratifiée. L'endotunica reste granuleuse. Il y a passage graduel entre exo- et endotunica sans lamelle claire interposée.

Tafel XII. — *Abrothallus parmeliarum*. Öffnungsweise des Ascus (Patag). — A : Die Öffnungsweise ist typisch fissitunicat. Die Endotunica (Schicht d) ist vorgestülpt. Sie zeigt keine deutliche Schichtung. — B : Detail von A. Die Exotunica ist fein geschichtet. Die Endotunica bleibt granulär. Der Übergang zwischen Exo- und Endotunica ist graduell, ohne dass eine helle Lamelle zwischengeschaltet ist.

Plate XII. — *Abrothallus parmeliarum*. Ascus dehiscence (Patag). — A : Typical fissitunicate dehiscence. There is no clear subdivision in the devaginated endotunica (d layer). — B : Detail of A. The exotunica shows a thin stratification. The endotunica is still granular and passes gradually to the exotunica with no distinct thin clear sheath.



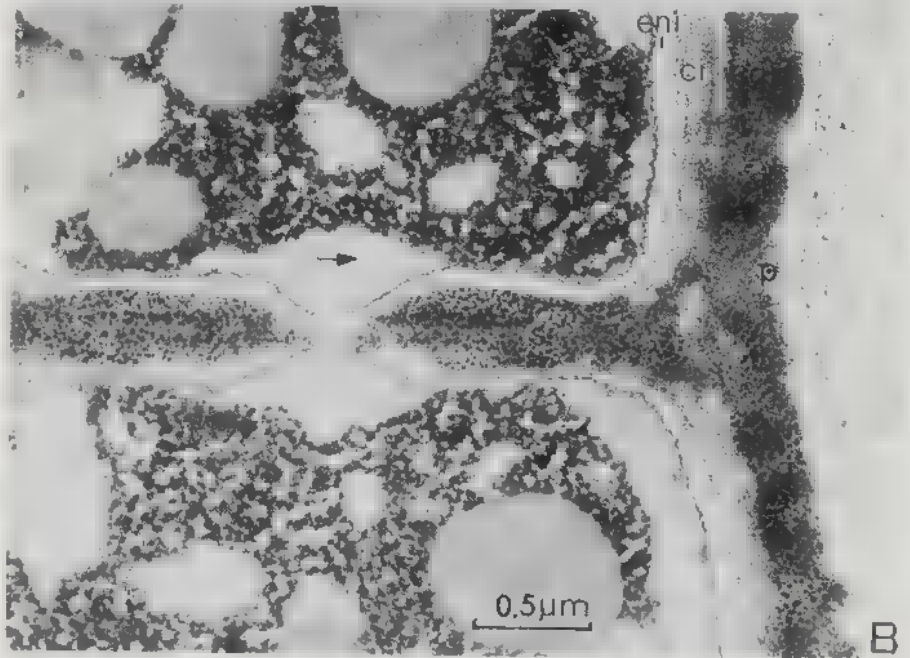
Planche XIII. - *Abrothallus parmeliarum*. Pigmentation des ascospores (Patag). - A : Début de pigmentation. Les globules de pigmentation sont dispersés dans la périspore. Remarquer la lamelle médiane claire du septum (flèche), l'endospore et les corps concentriques dans le sporoplasme (double flèche). - B : Ascospore pigmentée. Les globules de pigmentation ont conflué dans la périspore. Le septum est pigmenté. On perçoit encore l'existence de la lamelle médiane du septum. La couche interne Patag⁺ est ici peu réactive. Remarquer un corps concentrique près de la perforation du septum (coupée latéralement) (flèche).

Tafel XIII. - *Abrothallus parmeliarum*. Pigmentierung der Ascosporen (Patag). - A : Beginn der Pigmentierung. Die Pigmentglobuli sind im Perispor verstreut. Man beachte, die helle Mittellamelle im Septum (Pfeil), das Endospor und die «concentric bodies» im Sporoplasma (Doppelpfeil). - B : Pigmentierte Ascospore. Die Pigmentglobuli im Perispor sind zusammengefloßen. Das Septum ist pigmentiert. Man erkennt noch, dass im Septum eine Mittellamelle vorhanden ist. Die innere Patag⁺ Wandschicht ist hier wenig reaktiv. Man beachte ein «concentric body» nahe dem seitlich geschnittenen Porus im Septum (Pfeil).

Plate XIII. - *Abrothallus parmeliarum*. Ascospore pigmentation (Patag). - A : Beginning of the pigmentation. Pigmentation globules are scattered in the perispore. Note the median thin clear sheath in the septum (arrow), the endospore and concentric bodies in the sporoplasm (double arrow). - B : Pigmented ascospore. Pigmentation globules are confluent in the perispore. The septum is pigmented. One can still discern the median sheath of the septum. The internal layer, Patag⁺, is not very reactive. Note a concentric body near the perforation of the septum (laterally sectioned) (arrow).



A



B